



Long-term study of the life cycle and growth of *Heleobia australis* (Caenogastropoda, Cochliopidae) in the Bahía Blanca estuary, Argentina

Estudio a largo plazo del ciclo de vida y crecimiento de *Heleobia australis* (Caenogastropoda, Cochliopidae) en el estuario de Bahía Blanca, Argentina

MC Carcedo^{1*}, SM Fiori^{1,2}

¹ Instituto Argentino de Oceanografía, PO Box 804, Florida 8000 CCT-BB(E1) (8000) Bahía Blanca, Argentina.

² Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, San Juan 670, Primer Piso (8000) Bahía Blanca, Argentina.

* Corresponding author. E-mail: ccarcedo@iado-conicet.gob.ar

ABSTRACT. The life cycle and growth of the mud-snail *Heleobia australis* was studied in the Bahía Blanca estuary (Argentina) from April 2008 to April 2010. Four age classes were identified. This species recruits once a year, during summer. In general, the recruits (<2.5 mm) represented a small percentage of the total population. The growth rate of *H. australis* declined with increasing animal size and showed a marked seasonal pattern for the population under study: lower rate during winter and higher rate in summer. A life cycle of approximately 30 months (~2.5 years) was estimated for the population of *H. australis* in the Bahía Blanca estuary. This population shows variations in growth rate, abundance of recruits, and shell size in relation to more northerly populations. Several factors like parasitism, predation, environmental features, and anthropogenic action may be interacting to produce these differences. This work constitutes the first long-term study of the life cycle of cochliopids. *Heleobia australis* appears to be a long-lived species and exhibits variations in its life cycle that seem to be influenced by biological and physical variables. Long-term studies that include biological interactions and spatial features of the microhabitats are needed to elucidate patterns in life-history traits of *H. australis* along its distribution range.

Key words: Bahía Blanca estuary, Cochliopidae, growth, shell size.

RESUMEN. El crecimiento y ciclo de vida del caracol *Heleobia australis* fue estudiado en el estuario de Bahía Blanca (39° S, Argentina) de abril de 2008 a abril de 2010. Cuatro clases de edad fueron identificadas. Esta especie recluta una vez al año, durante el verano. En general, los reclutas (<2.5 mm) representan un pequeño porcentaje de la población total. La tasa de crecimiento de *H. australis* declinó con el incremento del tamaño del animal y mostró un marcado patrón estacional: baja tasa de crecimiento durante el invierno y alta tasa de crecimiento durante el verano. Se estimó un ciclo de vida de aproximadamente 30 meses (~2.5 años) para la población de *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca. Esta población mostró variaciones en las tasas de crecimiento, la abundancia de reclutas y el tamaño de la conchilla en relación con las poblaciones localizadas al norte. Varios factores como parasitismo, depredación, características ambientales y la acción antropogénica pueden estar interactuando para producir las diferencias observadas. Este trabajo constituye el primer estudio a largo plazo del ciclo de vida de cocliópodos. *Heleobia australis* parece ser una especie longeva y muestra variaciones en su ciclo de vida que parecen estar influenciadas por variables físicas y biológicas. Estudios a largo plazo que incluyan interacciones biológicas y características espaciales de los microhábitats son necesarios para dilucidar patrones en la historia de vida de *H. australis* a lo largo de su intervalo de distribución.

Palabras clave: estuario de Bahía Blanca, Cochliopidae, crecimiento, tamaño de la conchilla.

INTRODUCTION

Heleobia australis (d'Orbigny 1835) is an intertidal gastropod that inhabits low-energy coastal environments such as estuaries and coastal lagoons. This species has a wide distribution range that extends from southeastern Brazil to northeastern Patagonia, Argentina (22°–64° S) (Gaillard and Castellanos 1976, Aguirre and Farinati 2000). It is associated with mixohaline and hyperhaline conditions (Aguirre and Farinati 2000, Aguirre and Urrutia 2002, De Francesco and Isla 2003, Canepuccia *et al.* 2007) and dominates, in terms of abundance and biomass, the macrobenthic community of estuaries and coastal lagoons (Gonçalves *et al.* 1998, Carcedo and Fiori 2011). This species is an important link in the

INTRODUCCIÓN

Heleobia australis (d'Orbigny 1835) es un gasterópodo intermareal característico de los ambientes protegidos de la acción directa del mar, como estuarios y lagunas costeras. Esta especie tiene una amplia distribución que se extiende desde el sureste de Brasil hasta el noreste de la Patagonia, Argentina (22°–64° S) (Gaillard y Castellanos 1976, Aguirre y Farinati 2000). Se encuentra asociada con condiciones hiperhalinas y mixohalinas (Aguirre y Farinati 2000, Aguirre y Urrutia 2002, De Francesco e Isla 2003, Canepuccia *et al.* 2007) y domina, en términos de abundancia y biomasa, la comunidad macrobentónica de estuarios y lagunas costeras (Gonçalves *et al.* 1998, Carcedo y Fiori 2011). Esta especie

coastal food web, as it constitutes an important food item for fish and crustaceans of commercial interest (Figueiredo-Barros *et al.* 2006).

Several authors have studied hydrobioid snails. In both temperate and tropical areas, they have demonstrated alterations in population structure and dynamics, life cycle, production, morphology, reproduction, and growth in response to biotic and abiotic changes in coastal aquatic ecosystems (Fenchel 1975, Britton 1985, Coosen *et al.* 1994, Gonçalves *et al.* 1998, Grudemo and Bohlin 2000, Cardoso *et al.* 2002). Recently, *H. australis* has generated great interest because of its potential use as a bioindicator or sentinel species.

Heleobia australis is the only hydrobioid snail inhabiting the Bahía Blanca estuary (Elías *et al.* 2004) and represents one of the most abundant species of intertidal mudflats and saltmarshes in this ecosystem (Carcedo and Fiori 2011), highly impacted by the development of diverse and complex human activities (sewage discharges, dredging, circulation of large commercial vessels, etc.); however, few studies focus on this species in the Bahía Blanca estuary. The study carried out by Canepuccia *et al.* (2007) deals with some ecological aspects of *H. australis* and constitutes an important reference in the same area. There are no published studies on the population dynamics or life-history traits of this species for the study site. We aim to estimate the number of breeding seasons, life cycle, and growth parameters of the population of *H. australis* in the Bahía Blanca estuary and compare this information with parameters reported for other populations located along its distribution range.

MATERIAL AND METHODS

The study was performed in the Bahía Blanca estuary, a wide coastal wetland complex in temperate South America, comprising an area of 2300 km² that includes about 410 km² of marshes and more than 1150 km² of mudflats (Perillo *et al.* 2001, Isacch *et al.* 2006). The northern end of the estuary is narrow and the mouth is wider and opens to the southwestern Atlantic coast. Sampling was conducted at Villa del Mar (38°51'25" S, 62°06'59" W), a coastal saltmarsh dominated by the cordgrass *Spartina alterniflora* within the median portion of the Bahía Blanca estuary (fig. 1). In this coastal environment, the tidal range varies from 2.0 to 2.5 m and mean wave height is 5–30 cm. Salinity concentrations fluctuate throughout the year, ranging from a minimum of 22.8 to a maximum of 41.0 in summer (Piccolo and Perillo 1990, Perillo *et al.* 2001). The mean air temperature fluctuates between 5.2 and 28.4 °C. The annual mean surface water temperature is 15.3 °C, varying from 23.6 °C in summer to 7.6 °C in winter (Vitale 2010).

Sampling was performed from April 2008 to April 2010. A sampling site of 1 ha with tidal flats, marshes, and rocky outcrops was selected because of its accessibility from the coast. In this area, every two months, twelve samples were

constituye un eslabon importante en las redes tróficas costeras, ya que constituye un ítem alimenticio de peces y crustáceos de interés comercial (Figueiredo-Barros *et al.* 2006).

Varios autores han estudiado a los caracoles hidróbidos. Tanto en áreas templadas como tropicales, han demostrado alteraciones en la estructura y dinámica poblacional, ciclo de vida, producción, morfología, reproducción y crecimiento en respuesta a cambios en los factores bióticos y abióticos en los ecosistemas acuáticos costeros (Fenchel 1975, Britton 1985, Coosen *et al.* 1994, Gonçalves *et al.* 1998, Grudemo y Bohlin 2000, Cardoso *et al.* 2002). Recientemente, *H. australis* ha generado un gran interés debido a su uso potencial como bio-indicador o especie centinela.

Heleobia australis es el único caracol hidróbido que habita el estuario de Bahía Blanca (Elías *et al.* 2004) y representa una de las especies más abundantes de las planicies y marismas intermareales en este ecosistema (Carcedo y Fiori 2011), altamente impactado por el desarrollo de diversas y complejas actividades humanas (descarga de aguas residuales, actividades de dragado, circulación de grandes naves comerciales, etc.). Sin embargo, pocos estudios se han focalizado en esta especie en el estuario de Bahía Blanca. El trabajo de Canepuccia *et al.* (2007) aborda ciertos aspectos ecológicos de *H. australis* y constituye una importante referencia para el mismo sitio. No hay trabajos publicados sobre la dinámica poblacional o los rasgos de la historia de vida de esta especie para el área de estudio. El objetivo del presente estudio es estimar el número de temporadas de reproducción, el ciclo de vida y los parámetros de crecimiento de la población de *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca y compararlos con parámetros de otras poblaciones situadas a lo largo de su distribución.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el estuario de Bahía Blanca, un amplio complejo de humedales costeros en la zona templada de América del Sur, que comprende una superficie de 2300 km² que incluye aproximadamente 410 km² de marismas y más de 1150 km² de planicies de marea (Perillo *et al.* 2001, Isacch *et al.* 2006). El extremo norte del estuario es estrecho y la boca es más ancha y abre a la costa sur-occidental del Atlántico. El muestreo se llevó a cabo en Villa del Mar (38°51'25" S, 62°06'59" O), una marisma costera dominada por *Spartina alterniflora* dentro de la porción media del estuario de Bahía Blanca (fig. 1). En este ambiente costero, el intervalo medio de mareas varía de 2.0 a 2.5 m y la altura media de las olas es 5–30 cm. La concentración de salinidad fluctúa a lo largo del año, desde un mínimo de 22.8 a un máximo de 41.0 en verano (Piccolo y Perillo 1990, Perillo *et al.* 2001). La temperatura media del aire oscila entre 5.2 y 28.4 °C. La media anual de la temperatura de la superficie del agua es de 15.3 °C, y varía de 23.6 °C en verano a 7.6 °C en invierno (Vitale 2010).

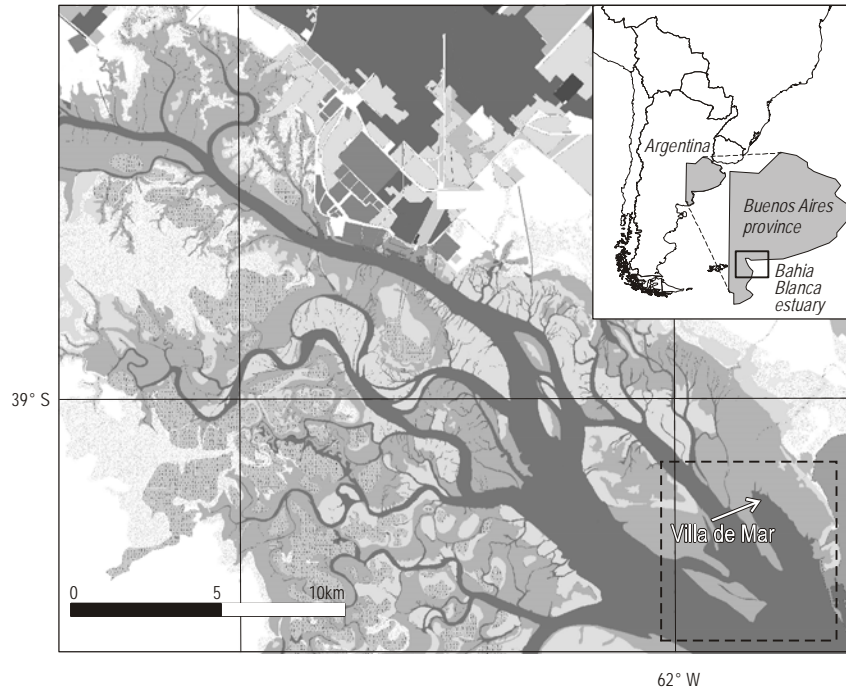


Figure 1. Map of the study area showing the sampling site: Villa del Mar, Bahía Blanca estuary (Argentina).

Figura 1. Mapa del área de estudio que indica el sitio de muestreo: Villa del Mar, estuario de Bahía Blanca (Argentina).

taken randomly with a PVC core (10 cm diameter, 5 cm depth) in the intertidal fringe at low tide. Each sample was stored in a plastic bag and taken to the laboratory, where it was washed and sieved through a 0.5-mm mesh. The *H. australis* specimens were then preserved in 70% ethanol. Snails were measured under a stereoscopic microscope ($N = 9606$). Total shell length (the distance from the apex to the anterior margin of the aperture) was used as an estimate of size. The data obtained were used to construct size-frequency distributions (SFD). To recognize dominant size groups, the SFD were analyzed using the Bhattacharya method (FiSAT II software), which separates normal distributions in a mixture of distributions in length frequency data. This method allows estimation of the mean lengths, standard deviations, and population sizes for the age groups identified (Gayanilo *et al.* 1995). The results were used to separate cohorts and follow cohort-specific growth. The growth pattern was determined by graphical analysis of the progression of detected components in successive SFD. Growth parameters were described using a seasonal form of the von Bertalanffy model (Hoenig and Hanumara 1982, Somers 1988):

$$Lt = L_{INF} (1 - e^{-k[(t - t_0) + T_1 - T_2]})$$

$$T_1 = C \sin(2\pi(t - t_s))/2\pi$$

$$T_2 = C \sin(2\pi(t_0 - t_s))/2\pi$$

El muestreo se llevó a cabo desde abril de 2008 hasta abril de 2010. Un sitio de muestreo de 1 ha con planicies de marea, marismas y afloramientos rocosos fue seleccionado por su accesibilidad desde la costa. En esta área, cada dos meses, doce muestras fueron recolectadas al azar con un núcleo de PVC (10 cm de diámetro, 5 cm de profundidad) en la franja intermareal durante marea baja. Cada muestra fue guardada en una bolsa plástica y llevada al laboratorio, donde fue lavada y tamizada a través de una malla de 0.5 mm. Posteriormente, los especímenes de *H. australis* fueron preservados en etanol al 70%. Los caracoles fueron medidos bajo un microscopio estereoscópico ($N = 9606$). La longitud total de la conchilla (la distancia desde el ápex hasta el margen anterior de la apertura) fue usado como un estimador de la talla. Los datos obtenidos fueron utilizados para construir gráficos de distribución de frecuencia de tallas (DFT). Para reconocer grupos de edad dominantes, los DFT fueron analizados con el método de Bhattacharya (*software* FISAT II), que separa distribuciones normales en una mezcla de distribuciones de frecuencia de tallas. Este método permite estimar las tallas medias, desviaciones estándar y los tamaños poblacionales para cada grupo de edad identificado (Gayanilo *et al.* 1995). Los resultados se emplearon para separar cohortes y seguir el crecimiento de cada cohorte en específico. El patrón de crecimiento se determinó por análisis gráfico de la progresión de los componentes detectados en las sucesivas distribuciones de frecuencia de tallas. Los parámetros de crecimiento fueron descritos mediante la

where L_{INF} is the asymptotic size (mm), k is the constant of annual growth, t is the age (years), t_0 is the age at size zero, C is a parameter reflecting the intensity of seasonal growth oscillation, and t_s is the starting time of sinusoid growth oscillation. The winter point ($WP = t_s + 0.5$) indicates the time of year when growth is slower. Growth models were fitted to data using the maximum likelihood method.

RESULTS

Size-frequency distributions of *H. australis* fitted a polymodal distribution (fig. 2). Four age classes were identified over two years of study: cohorts I (2007), II (2008), III (2009), and IV (2010) (fig. 3). Cohorts II and III were followed from recruitment until the end of the study period (24 and 14 months, respectively), and reached an average size of 5.01 ± 0.48 and 3.57 ± 0.49 mm, respectively. Also, in 2010 it was possible to identify the recruitment of cohort IV.

Based on these observations it can be inferred that *H. australis* recruits once a year and that the modal class detected in April 2008 (4.42 ± 0.48 mm) belonged to a recruitment that occurred in 2007. In general, the recruits (< 2.5 mm) represented a small percentage of the total population abundance (2–12%). The maximum shell size was 7.39 mm, while the minimum was 1.25 mm. The size of young snails between 1.25 and 3.5 mm corresponded to specimens with 3 to 4 whorls. The size of adult snails between 3.5 and 7.39 mm corresponded to specimens with 5 to 6 whorls.

During late autumn/winter (April to August 2008), the growth rates of cohorts I and II were on average 0.03 and 0.07 mm month⁻¹, respectively. During spring/summer (October to December 2008), the growth rates of cohorts I and II increased to 0.09 and 0.16 mm month⁻¹, respectively. During late summer (February to April 2009), cohorts I and II grew at a similar rate than in the previous period, while cohort III recruits grew at a rate of 0.34 mm month⁻¹. During winter (June to August 2009), the growth rates decreased for the three cohorts: 0.06 mm month⁻¹ for cohort I, 0.10 mm month⁻¹ for cohort II, and 0.03 mm month⁻¹ for cohort III. Finally, during spring/autumn (October 2009 to April 2010), growth ceased in cohort I due to mortality and the growth rate increased for the other cohorts: 0.08 mm month⁻¹ for cohort II and 0.06 mm month⁻¹ for cohort III. In April 2010, a new cohort was found growing at a rate of 0.22 mm month⁻¹.

The following growth parameters were estimated from the von Bertalanffy model: $L_{INF} = 7.7$ mm and $k = 0.41$ yr⁻¹. The parameter of intensity in growth oscillation was $C = 0.86$, which indicates that growth increased 86% during the summer. The time of year when growth was slower was mid-September ($WP = 0.77$). This information allowed us to estimate a life cycle of at least 30 months (~2.5 years) for the population of *H. australis* in Bahía Blanca estuary (fig. 4).

forma estacional del modelo de von Bertalanffy (Hoenig y Hanumara 1982, Somers 1988):

$$Lt = L_{INF} (1 - e - k [(t - t_0) + T_1 - T_2]).$$

$$T_1 = C \sin (2\pi (t - t_s)) / 2\pi$$

$$T_2 = C \sin (2\pi (t_0 - t_s)) / 2\pi$$

donde L_{INF} es el tamaño asintótico (mm), k es la constante de crecimiento anual, t es la edad (años), t_0 es la edad a tamaño cero, C es un parámetro que refleja la intensidad de la oscilación del crecimiento estacional y t_s es el momento de inicio de la oscilación sinusoidal del crecimiento. El punto invernal o, del inglés, *Winter Point* ($WP = t_s + 0.5$) indica el periodo del año donde el crecimiento es más lento. Los modelos de crecimiento se ajustaron a los datos utilizando el método de máxima verosimilitud.

RESULTADOS

Las distribuciones de frecuencia de tallas de *H. australis* se ajustaron a una distribución multimodal (fig. 2). Cuatro clases de edad fueron identificadas a lo largo de dos años de estudio: cohortes I (2007), II (2008), III (2009) y IV (2010) (fig. 3). Las cohortes II y III fueron seguidas desde su reclutamiento hasta el final del periodo de estudio (24 y 14 meses, respectivamente), y alcanzaron una talla promedio de 5.01 ± 0.48 y 3.57 ± 0.49 mm, respectivamente. A su vez, en 2010, fue posible identificar el reclutamiento de la cohorte IV.

Con base en estas observaciones, se puede deducir que *H. australis* recluta una vez al año y se supone que la clase modal detectada en abril de 2008 (4.42 ± 0.48 mm) pertenece a un reclutamiento ocurrido en 2007. En general, los reclutas (< 2.5 mm) representan un pequeño porcentaje de la abundancia total (2–12%). El tamaño máximo de la conchilla fue de 7.39 mm, mientras que el mínimo fue de 1.25 mm. El tamaño de caracoles jóvenes de entre 1.25 y 3.5 mm correspondió a ejemplares de entre 3 y 4 espiras. El tamaño de caracoles adultos de entre 3.5 y 7.39 mm correspondió a ejemplares de entre 5 y 6 espiras.

Durante el otoño tardío-invierno (abril a agosto de 2008), las tasas de crecimiento de las cohortes I y II fueron en promedio de 0.03 y 0.07 mm mes⁻¹, respectivamente. Durante primavera-verano (octubre a diciembre de 2008), las tasas de crecimiento de las cohortes I y II aumentaron a 0.09 y 0.16 mm mes⁻¹, respectivamente. Durante el verano tardío (febrero a abril de 2009), las cohortes I y II crecieron a una tasa similar al periodo previo, y los reclutas de la cohorte III crecieron a 0.34 mm mes⁻¹. En invierno (junio a agosto de 2009), las tasas de crecimiento decrecen para las tres cohortes: 0.06 mm mes⁻¹ para la cohorte I, 0.10 mm mes⁻¹ para la cohorte II y 0.03 mm mes⁻¹ para la cohorte III. Finalmente, durante primavera-otoño (octubre de 2009 a abril de 2010), el

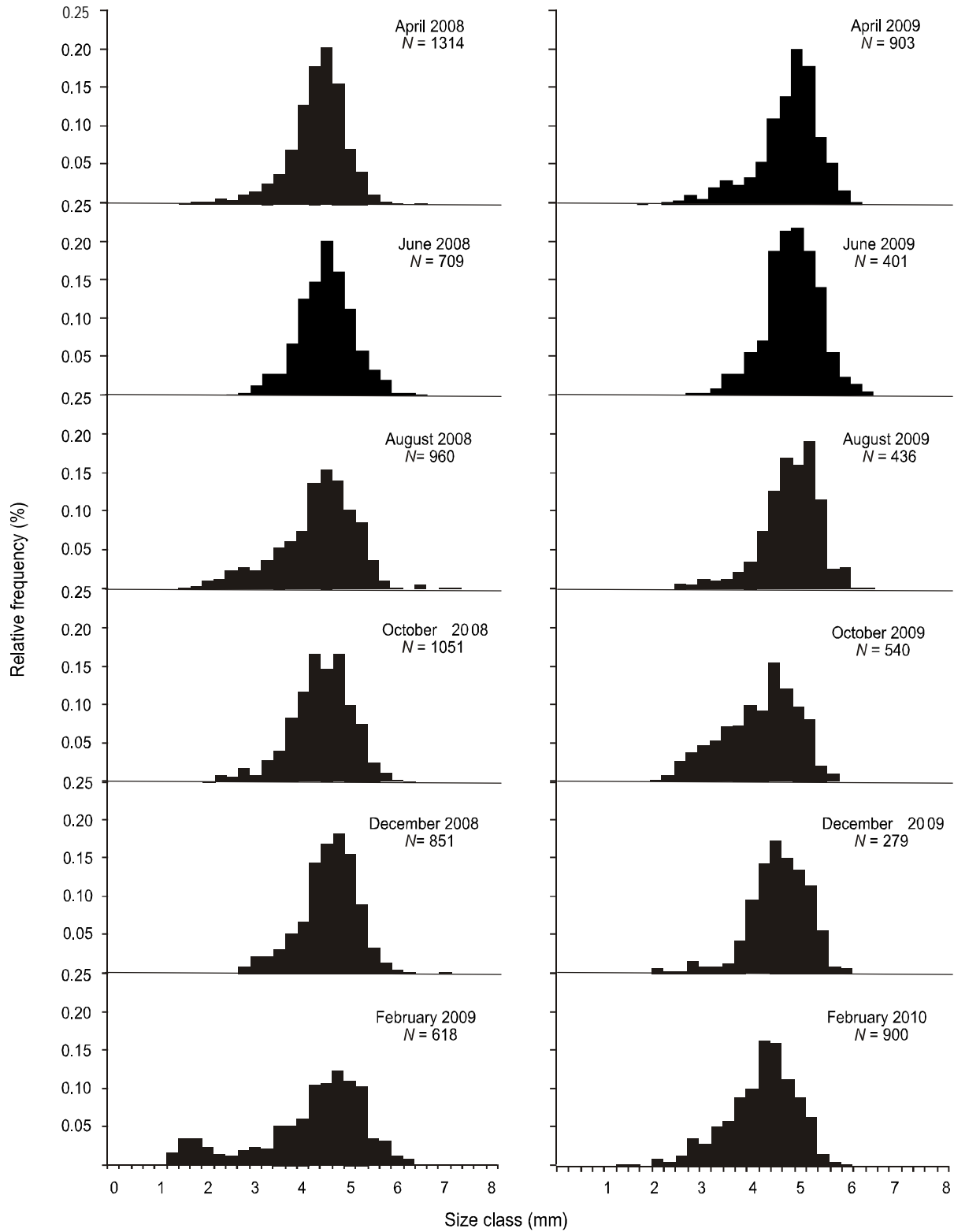


Figure 2. Size-frequency distribution histograms of *Heleobia australis* at Villa del Mar from April 2008 to February 2010.

Figura 2. Histogramas de distribución de frecuencia de tallas de *Heleobia australis* en Villa del Mar de abril de 2008 a febrero de 2010.

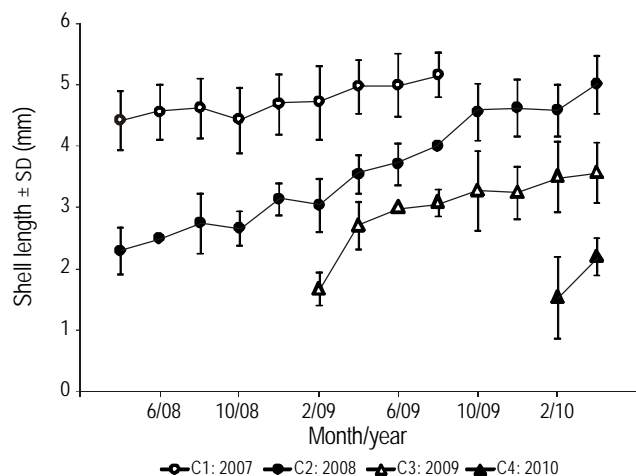


Figure 3. Mean shell size \pm standard deviation of each component during the sampling period (April 2008 to April 2010) at the study site for *Heleobia australis*.

Figura 3. Tamaño medio de la conchilla \pm DS de cada componente durante el periodo de muestreo (Abril de 2008–Abril de 2010) en el área de estudio para *Heleobia australis*.

DISCUSSION

The population of *H. australis* showed a marked seasonal growth pattern: lower rate during the cold season (minimum growth in September) and higher rate during the warm season. This is similar to the seasonal pattern described by De Francesco and Isla (2004) for the *H. australis* population in the Mar Chiquita lagoon. High intra-annual variation in temperature, commonly observed along the temperate Atlantic coast, could explain this growth seasonality.

The life cycle of *H. australis* in the Bahía Blanca estuary (39° S) was at least 30 months, the growth rate decreasing with increasing animal size. Recruits grew rapidly during the first months of life, and after the first, second, and third years of life they reached an average shell size of 3, 5, and 7 mm, respectively. In Mar Chiquita (37° S), recruits reached a shell size of 3 mm in about six months (De Francesco and Isla 2004), while in Imboassica Lagoon (22° S), *H. australis* obtained a shell size of 4 to 5 mm in less than one year (Figueiredo-Barros *et al.* 2006). The maximum shell size (L_{INF}) derived from the growth model for *H. australis* in the Bahía Blanca estuary was 7.07 mm, coinciding with the maximum size measurement (7.39 mm). This is similar to that recorded for the species in Mar Chiquita (7.50 mm) and greater than that reported for Imboassica Lagoon (6.5 mm). Several factors may be interacting to produce variations in growth rate and shell size between different populations. It has been hypothesized that organisms on temperate coasts reach larger sizes, delaying maturity and thus allocating more resources to somatic growth than on tropical coasts. This probably results from a decreasing metabolic rate, determined by lower oxygen consumption in temperate water

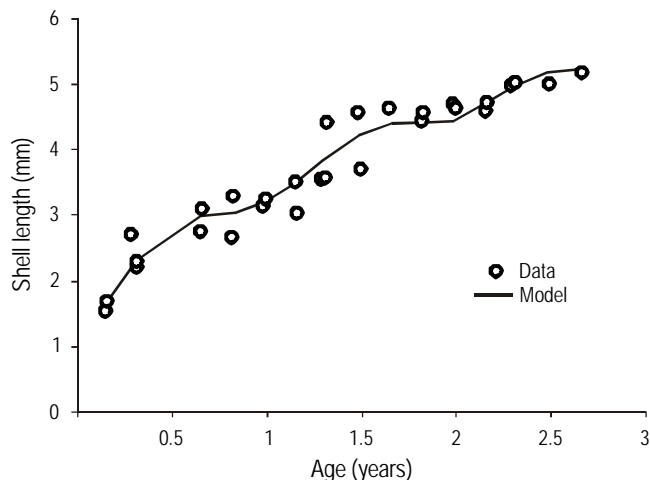


Figure 4. Seasonal form of the von Bertalanffy model for *Heleobia australis*.

Figura 4. Forma estacional del modelo de von Bertalanffy para *Heleobia australis*.

crecimiento cesa en la cohorte I debido a la mortalidad y la tasa de crecimiento incrementó para las otras cohortes: 0.08 mm mes⁻¹ para la cohorte II y 0.06 mm mes⁻¹ para la cohorte III. En abril de 2010 una nueva cohorte se encontró creciendo a una tasa de 0.22 mm mes⁻¹.

Los parámetros de crecimiento estimados a partir del modelo de von Bertalanffy fueron los siguientes: L_{INF} = 7.7 mm y k = 0.41 año⁻¹. El parámetro de intensidad de oscilación en el crecimiento fue C = 0.86, que indica que el crecimiento incrementó hasta un 86% durante el verano. El momento del año cuando el crecimiento fue más lento fue a mediados de septiembre (WP = 0.77). Esta información nos permite estimar un ciclo de vida de al menos 30 meses (~2.5 años) para la población de *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca (fig. 4).

DISCUSIÓN

La población de *H. australis* muestra un marcado patrón estacional en el crecimiento: baja tasa de crecimiento durante la temporada fría (crecimiento mínimo en septiembre) y alta tasa de crecimiento durante la temporada cálida. Esto es similar al patrón estacional descrito por De Francesco e Isla (2004) para la población de *H. australis* en Mar Chiquita. Las altas variaciones intra-anales de la temperatura, comúnmente observadas en las costas templadas del Atlántico, podrían explicar esta estacionalidad en el crecimiento.

El ciclo de vida de *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca (39° S) fue de al menos 30 meses; la tasa de crecimiento declinó con el incremento del tamaño del animal. Los reclutas crecieron rápidamente durante los primeros meses de vida, y después del primer, segundo y tercer año de vida alcanzaron un tamaño promedio de la conchilla de 3, 5 y 7 mm, respectivamente. En la laguna Mar Chiquita (37° S),

(Moreau 1987, Munch and Salinas 2009). Moreover, Alda *et al.* (2010), on examining the effects of parasitism and environment on the shell size of *H. australis* in the Bahía Blanca estuary, noted that shell length is affected by the prevalence of parasites, presence of predators, degree of exposure to waves, and anthropogenic action. They postulated that these factors may increase physiological stress, causing a delay in somatic growth.

The *H. australis* population in the Bahía Blanca estuary showed a single recruitment period, recorded during the warm season. This is consistent with that reported for other sites (De Francesco and Isla 2004, Figueiredo-Barros *et al.* 2006), but the abundance of recruits found in the present study was significantly lower. Parasitism could explain these results; *H. australis* acts as an intermediate host of several species of digeneans, mostly *Microphallus similis* (Microphallidae, Trematoda) (Etchegoin 1997), that can cause castration of infected snails (Lafferty 1993). Total prevalence of larval digeneans in Villa del Mar (70.2%, Alda *et al.* 2010) is greater than that recorded for Mar Chiquita (10.4%, Etchegoin 1997). The dynamics of digenean communities and their prevalence of infection are related to the occurrence of shorebirds, their definitive hosts (Etchegoin 1997; Alda *et al.* 2010, 2011; Alda 2011; Etchegoin and Merlo 2011). Villa del Mar is an area used widely by shorebirds for feeding, probably because of the great extension of the intertidal plains and the low human presence in the area (Delhey and Petracci 2004), whereas in Mar Chiquita, tourism and fishing hamper the use of the area as a feeding and resting site for shorebirds (Etchegoin 1997, Etchegoin and Merlo 2011). Dehydration stress and predation may also regulate the distribution and survival of *H. australis* (Canepuccia *et al.* 2007). Carcedo and Fiori (2011) indicated that, in Villa del Mar, recruits of *H. australis* are found only at protected sites (saltmarshes). The higher abundance of recruits registered in Mar Chiquita by De Francesco and Isla (2004) could be related to the sampling type, since snails were collected only from the widely distributed reefs constructed by the serpulid *Ficopomatus enigmaticus*. The topographic complexity of these biogenic structures may reduce dehydration stress and provide shelter from predators (Schwindt and Iribarne 2000). In this sense, Mar Chiquita can be considered a less stressful environment than Villa del Mar.

This work constitutes the first long-term study of the life cycle and growth of *H. australis*. Previous studies were conducted in Argentina and Brazil during one year; consequently, it is not possible to know the duration of the life cycle in those environments. *Heleobia australis* appears to be a long-lived species and exhibits variations in its life cycle that seem to be influenced by biological and physical variables. Long-term studies that include biological interactions and spatial features of the microhabitats are needed to elucidate patterns in life-history traits of *H. australis* along its distribution range.

los reclutas alcanzaron tallas de 3 mm en alrededor de seis meses (De Francesco e Isla 2004), y en la laguna Imboassica (22° S), *H. australis* alcanzó tallas de 4 a 5 mm en menos de un año (Figueiredo-Barros *et al.* 2006). El máximo tamaño de conchilla (L_{INF}) derivado del modelo de crecimiento de *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca fue de 7.07 mm, coincidiendo con el máximo tamaño medido (7.39 mm). Este tamaño de conchilla es similar al registrado para la especie en la laguna Mar Chiquita (7.50 mm) y mayor que el registrado para la laguna Imboassica (6.5 mm). Varios factores podrían estar interactuando para producir las variaciones en la tasa de crecimiento y el tamaño de la conchilla entre diferentes poblaciones. Se ha planteado la hipótesis de que los organismos en las costas templadas alcanzan mayores tamaños, retrasando la madurez y, por lo tanto, asignando más recursos para el crecimiento somático que en las costas tropicales. Esto probablemente se deba a una disminución de la tasa metabólica, determinada por un menor consumo de oxígeno en aguas templadas (Moreau 1987, Munch y Salinas 2009). Por otra parte, Alda *et al.* (2010), al examinar los efectos del parasitismo y el ambiente en el tamaño de la conchilla de *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca, señalaron que el tamaño de la conchilla es afectado por la prevalencia de parásitos, la presencia de depredadores, el grado de exposición a las olas y la acción antropogénica. Ellos postulan que estos factores podrían incrementar el estrés fisiológico, causando un retraso en el crecimiento somático.

La población de *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca mostró un único periodo de reclutamiento, registrado durante la época estival. Esto concuerda con lo registrado para otros sitios (De Francesco e Isla 2004, Figueiredo-Barros *et al.* 2006), pero la abundancia de reclutas encontrada en el presente estudio fue significativamente menor. El parasitismo podría explicar estos resultados; *H. australis* actúa como hospedador intermediario de varias especies de digeneos, en su mayoría *Microphallus similis* (Microphallidae, Trematoda) (Etchegoin 1997), que pueden causar castración de los caracoles infectados (Lafferty 1993). La prevalencia total de digeneos larvarios en Villa del Mar (70.2%, Alda *et al.* 2010) es mayor que la registrada para Mar Chiquita (10.4%, Etchegoin 1997). La dinámica de las comunidades de digeneos y su prevalencia de infección está relacionada con la ocurrencia de aves costeras, sus hospedadores definitivos (Etchegoin 1997; Alda *et al.* 2010, 2011; Alda 2011; Etchegoin y Merlo 2011). Villa del Mar es un área muy usada por las aves costeras para alimentación, probablemente debido a la gran extensión de las planicies del intermareal y a la baja presencia humana en el área (Delhey y Petracci 2004), mientras que en Mar Chiquita, el turismo y la pesca dificultan el uso del área como sitio de alimentación y descanso para las aves costeras (Etchegoin 1997, Etchegoin y Merlo 2011). El estrés de deshidratación y la depredación podrían también regular la distribución y supervivencia de *H. australis* (Canepuccia *et al.* 2007). Carcedo y Fiori (2011) indicaron que, en Villa del Mar, los reclutas de *H. australis*

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors acknowledge support from Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Sur (PGI 24/ZB40).

REFERENCES

- Aguirre ML, Farinati EA. 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución y paleoambientales de *Littoridina australis* (D'Orbigny 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamérica). *Geobios* 33: 569–597.
- Aguirre ML, Urrutia MI. 2002. Morphological variability of *Littoridina australis* (d'Orbigny 1835) (Hydrobiidae) in the Bonaerensian marine Holocene (Argentina). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 183: 1–23.
- Alda P. 2011. Estadios larvales de digeneos parásitos de *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) en el estuario de Bahía Blanca. PhD thesis, Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 216 pp.
- Alda P, Bonel N, Cazzaniga N, Martorelli S. 2010. Effects of parasitism and environment on shell size of the South American intertidal mud snail *Heleobia australis* (Gastropoda). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 87: 305–310.
- Alda P, Bonel N, Cazzaniga NJ, Martorelli SR. 2011. Variación morfométrica en *Heleobia australis* causada por parásitos trematodos y factores ambientales. In: Cazzaniga NJ (ed.), *El Género Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. *Amici Molluscarum* (Núm. Esp.), pp. 30–32.
- Britton RH. 1985. Life cycle and production of *Hydrobia acuta* Drap. (Gastropoda: Prosobranchia) in a hypersaline coastal lagoon. *Hydrobiologia* 122: 219–230.
- Canepuccia AD, Escapa M, Daleo P, Alberti J, Botto F, Iribarne OO. 2007. Positive interactions of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* on the mud snail *Heleobia australis*, in south-western Atlantic salt marshes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 353: 180–190.
- Carcedo MC, Fiori SM. 2011. Patrones de distribución y abundancia de *Heleobia australis* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en el estuario de Bahía Blanca, Argentina. In: Cazzaniga NJ (ed.), *El Género Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. *Amici Molluscarum* (Núm. Esp.), pp. 33–35.
- Cardoso PG, Lillebo AI, Pardal MA, Ferreira SM, Marques JC. 2002. The effect of different primary producers on *Hydrobia ulvae* population dynamics: A case study in a temperate intertidal estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 277: 173–195.
- Coosen J, Seys J, Meire PM, Craeymeersch JAM. 1994. Effect of sedimentological and hydrodynamical changes in the intertidal areas of the Oosterscheld estuary (SW Netherlands) on distribution, density and biomass of five common macrobenthic species: *Spio martinensis* (Mesnil), *Hydrobia ulvae* (Pennant), *Arenicola marina* (L.), *Scoloplos armiger* (Muller) and *Bathyporeia* sp. *Hydrobiologia* 282/283: 235–249.
- De Francesco CG, Isla FI. 2003. Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina. *Estuaries* 26: 790–797.
- De Francesco CG, Isla FI. 2004. The life cycle and growth of *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) and *H. conexa* (Gaillard, 1974) (Gastropoda: Rissooidea) in Mar Chiquita coastal lagoon (Argentina). *J. Molluscan Stud.* 70: 173–178.
- Delhey K, Petracci P. 2004. Aves marinas y costeras. In: Piccolo MC, Hoffmeyer MS (eds.), *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, Argentina, pp. 203–220.
- son encontrados solo en sitios protegidas (marismas). La mayor abundancia de reclutas registrada en Mar Chiquita por De Francesco e Isla (2004) podría estar relacionada con el tipo de muestreo, ya que los caracoles fueron recolectados sólo de arrecifes del ampliamente distribuido serpúlido *Ficopomatus enigmaticus*. La complejidad topográfica de estas estructuras biogénicas podría reducir el estrés de deshidratación y otorgar refugio ante los depredadores (Schwindt e Iribarne 2000). En este sentido, Mar Chiquita podría ser considerado como un ambiente menos estresante que Villa del Mar.
- Este trabajo constituye el primer estudio a largo plazo del ciclo de vida y crecimiento de *H. australis*. Estudios previos fueron llevados a cabo en Argentina y Brasil durante un año; consecuentemente, no es posible saber en estos ambientes la duración de sus ciclos de vida. *Heleobia australis* parece ser una especie longeva que exhibe variaciones en su ciclo de vida que parecen estar influenciadas por variables biológicas y físicas. Estudios a largo plazo que incluyan las interacciones biológicas y las características espaciales de los microambientes son necesarios para dilucidar patrones en la historia de vida de *H. australis* a lo largo de su distribución.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el soporte de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Sur (PGI 24/ZB40).

- Elías R, Iribarne O, Bremec CS, Martínez DE. 2004. Comunidades bentónicas de fondos blandos. In: Piccolo MC, Hoffmeyer MS (eds.), *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, Argentina, pp. 179–190.
- Etchegoin JA. 1997. Sistemas parasitarios presentes en la albufera Mar Chiquita. PhD thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 244 pp.
- Etchegoin JA, Merlo MJ. 2011. *Heleobia conexa* y *H. australis* como bioindicadores de fauna y de fluctuaciones ambientales en la laguna Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). In: Cazzaniga NJ (ed.), *El Género Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. *Amici Molluscarum* (Núm. Esp.), pp. 33–35.
- Fenchel T. 1975. Factors determining the distribution patterns of mudsnails (Hydrobiidae). *Oecologia* 20: 1–18.
- Figueiredo-Barros MP, Leal JFF, Esteves F De A, Rocha A De M, Bozelli RL. 2006. Life cycle, secondary production and nutrient stock in *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) (Gastropoda: Hydrobiidae) in a tropical coastal lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 69: 87–95.
- Gaillard MC, Castellanos ZA. 1976. Mollusca Gasteropoda Hydrobiidae. In: Ringuelet RA (ed.), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*. FECIC, Buenos Aires, 15: 1–40.
- Gayanilo Jr. FC, Sparre P, Pauly D. 1995. The FAO-ICLARM Stocks Assessment Tools (FiSAT). User's Guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries) 8, Rome, 186 pp.

- Gonçalves Jr. JF, Fonseca JLL, Callisto MFP. 1998. Population dynamic of *Heleobia australis* (Gastropoda) in a coastal lagoon (Rio de Janeiro, Brazil). Verh. Int. Ver. Limnol. 26: 2056–2057.
- Grudemo J, Bohlin T. 2000. Effects of sediment type and intra and interspecific competition on growth rate of the marine snails *Hydrobia ulvae* and *Hydrobia ventrosa*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 253: 115–127.
- Hoenig N, Hanumara RC. 1982. A statistical study of a seasonal growth model for fishes. Technical Reports, Department of Computer Science and Statistics, University of Rhode Island, 91 pp.
- Isacch JP, Costa CSB, Rodríguez-Gallego L, Conde D, Escapa M, Gagliardini DA, Iribarne OO. 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. J. Biogeogr. 33: 888–900.
- Lafferty KD. 1993. The marine snail, *Cerithidea californica*, matures at smaller sizes where parasitism is high. Oikos 68: 3–11.
- Moreau J. 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: Recent trends and further developments. In: Summer-Felt RC, Hall GE. (eds.), Age and Growth of Fish. Iowa State University Press, Ames, Iowa, pp. 81–113.
- Munch SB, Salinas S. 2009. Latitudinal variation in lifespan within species is explained by the metabolic theory of ecology. Proc. Natl. Acad. Sci. 106: 13860–13864.
- Perillo GME, Piccolo MC, Parodi E, Freije RH. 2001. The Bahía Blanca estuary, Argentina. In: Seeliger U, Kjerfve B (eds.), Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Ecological Studies 144. Springer-Verlag, Berlin, pp. 205–217.
- Piccolo MC, Perillo GM. 1990. Physical characteristics of the Bahía Blanca estuary (Argentina). Estuar. Coast. Shelf Sci. 31: 303–317.
- Schwindt E, Iribarne OO. 2000. Settlement sites, survival and effects on benthos of an introduced reef-building polychaete in a SW Atlantic coastal lagoon. Bull. Mar. Sci. 67: 73–82.
- Somers IF. 1988. On a seasonally-oscillating growth function. Fishbyte 6: 8–11.
- Vitale AJ. 2010. Modelado y simulación del balance energético en marismas. PhD thesis, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 341 pp.

*Received November 2011,
received in revised form July 2012,
accepted July 2012.*